

中国东北地区亚洲玉米螟遗传多样性及寄主专化性分析

王克勤*, 刘兴龙, 邵天玉

(黑龙江省农业科学院植物保护研究所, 哈尔滨 150086)

摘要:【目的】为了明确中国东北地区亚洲玉米螟 *Ostrinia furnacalis* 不同地理种群、不同田间寄主种群间的遗传分化程度和基因流水平,了解不同种群间是否产生寄主专化性和遗传结构的差异。【方法】采用双向测序法测定了来自中国东北 3 种主要寄主植物(玉米 *Zea mays*、高粱 *Sorghum bicolor* 和谷子 *Setaria italica*)上的 23 个地理种群 400 头亚洲玉米螟个体的线粒体细胞色素氧化酶亚基 I (COI) 基因的 1 034 bp 序列;利用 DnaSP 5.0 和 Arlequin3.5.1.2 等软件对亚洲玉米螟不同寄主种群以及不同地理种群间的遗传多样性、基因流水平、系统进化发育和分子变异进行分析。【结果】共获得 400 条长度为 1 034 bp 的亚洲玉米螟线粒体 COI 基因序列,包含 60 个单倍型。亚洲玉米螟总群体的单倍型多样性(Hd)为 0.793 ± 0.01 ,不同地理种群间的单倍型多样性范围在 $0 \sim 0.916 \pm 0.041$ 之间。总基因交流水平较高($Nm = 2.67$),总的群体 Fst 为 0.1579,不同地理种群的 Fst 范围在 $-0.046 \sim 0.627$ 之间。总种群的 Tajima's D 为 -1.73602 ,检验结果不显著,说明中国东北地区亚洲玉米螟未曾在近期经历种群扩张,群体大小稳定。AMOVA 分子变异分析结果表明,不同地理种群间的遗传分化较大($Fst = 0.16236$, $P < 0.0001$),83.76% 遗传变异主要来自种群内部,而种群间的遗传变异仅为 16.24%,不同寄主种群间的遗传分化($Fct = 0.01568$, $P > 0.05$)很小,遗传变异仅占 1.57%,说明亚洲玉米螟的遗传分化主要来自种群内部,而非其地理种群间或寄主种群间。各寄主种群的单倍型在系统发育树上和中介网络图上散布在不同种群中,缺乏明显的地理分布和寄主分布格局。【结论】亚洲玉米螟较强的迁飞能力(或随气流进行远距离传播),使各种群间的基因交流未受到地理距离的影响,遗传距离与地理距离之间没有显著相关性。虽其寄主范围较广,但取食不同寄主植物的亚洲玉米螟种群间基因交流频繁,以玉米、高粱和谷子为寄主的种群尚未产生寄主专化性和种群遗传结构的差异。

关键词: 亚洲玉米螟; 线粒体 COI 基因; 寄主; 地理种群; 遗传多样性; 基因流

中图分类号: Q963 **文献标识码:** A **文章编号:** 0454-6296(2018)09-1054-13

Analysis of the genetic diversity and host specialization of *Ostrinia furnacalis* (Lepidoptera: Crambidae) in Northeast China

WANG Ke-Qin*, LIU Xing-Long, SHAO Tian-Yu (Institute of Plant Protection, Heilongjiang Academy of Agricultural Sciences, Harbin 150086, China)

Abstract: 【Aim】 This study aims to identify the degree of genetic differentiation and gene flow level among different geographic populations and host populations of *Ostrinia furnacalis* in Northeast China, and to clarify whether there is a host specialization and genetic structural change between different populations. 【Methods】 A 1 034-bp segment of the mitochondrial cytochrome c oxidase subunit I (COI)

基金项目: 东北北部玉米化肥农药减施增效技术集成与示范(2017YFD0201803)

作者简介: 王克勤, 女, 1966 年生, 黑龙江哈尔滨人, 研究员, 研究方向为农业昆虫与害虫防治, E-mail: wang.keqin@163.com

* 通讯作者 Corresponding author, E-mail: wang.keqin@163.com

收稿日期 Received: 2018-04-16; 接受日期 Accepted: 2018-06-21

gene of 400 individuals from 23 geographic populations of *O. furnacalis* on three main host plants [corn (*Zea mays*), sorghum (*Sorghum bicolor*) and millet (*Setaria italica*)] in Northeast China was sequenced and analyzed by bidirectional sequencing. The genetic diversity, gene flow level, phyletic evolution and molecular variance among different host populations and different geographic populations of *O. furnacalis* were analyzed using DnaSP 5.0 and Arlequin3.5.1.2. 【Results】A total of 400 COI gene sequences of 1 034 bp, including 60 haplotypes, were obtained from *O. furnacalis*. The total haplotype diversity (Hd) of all populations was 0.793 ± 0.01 , and the range of haplotype diversity of different geographic populations was $0 - 0.916 \pm 0.041$. The level of total gene flow was high ($Nm = 2.67$), the total Fst of the total population was 0.1579, and the range of Fst of different geographic populations was $-0.046 - 0.627$. Tajima's D of the total population was -1.73602 , and the test results were not significant, suggesting that the *O. furnacalis* in Northeast China has not experienced the recent expansion of population, and the population size is stable. Molecular variance analysis (AMOVA) demonstrated that the genetic differentiation between different geographic populations was great ($Fst = 0.16236$, $P < 0.0001$), and 83.76% of genetic variation was mainly within a population, while the genetic variation between populations was only 16.24%. The genetic differentiation between *O. furnacalis* populations on different hosts ($Fct = 0.01568$, $P > 0.05$) was small, and the genetic variation accounted for only 1.57%, suggesting that the observed genetic differentiation of *O. furnacalis* occurs primarily within populations, and there is no obvious genetic differentiation among its geographic populations and host populations. The neighbor-joining phylogenetic tree and haplotype network showed that the haplotypes of host populations were distributed in different populations, and no obvious geographic distribution and host distribution patterns were found. 【Conclusion】Due to the stronger flight ability (or spreading long distances with air) of *O. furnacalis*, the gene flow is not affected by geographic distance, and the genetic distance is not significantly correlated with the geographic distance. Despite of the wide host range of this insect, the gene flow is frequent among its different host populations, and host specialization and genetic structural difference don't exist among host populations collected from corn, sorghum and millet.

Key words: *Ostrinia furnacalis*; mtDNA COI gene; host; geographic population; genetic diversity; gene flow

亚洲玉米螟 *Ostrinia furnacalis* 属鳞翅目 (Lepidoptera) 草螟科 (Crambidae) 秆野螟属 *Ostrinia*, 在中国各地均有分布, 自北向南可在我国发生 1~7 代不等。其寄主范围较广, 除了主要在玉米上发生外, 在其他粮食作物如高粱 *Sorghum bicolor*、谷子 *Setaria italica*、甘蔗 *Saccharum officinarum* 上也有发生。初孵幼虫群聚咬食新叶、嫩叶, 稍大即蛀食茎秆或果穗, 为害程度因地区和年度气候变化、玉米品种的不同而差别很大, 严重影响玉米产量和品质, 是目前玉米生产上亟待解决的重大问题(王振营等, 2000)。

长期的地理隔离和寄主专化性选择是种群遗传多样性发生改变的主要因素, 亚洲玉米螟的迁飞能力较强, 且可以随气流进行远距离迁飞(王振营等, 1994), 环境因子的不对称性可能导致不同生态区的地理种群之间的基因交流水平及种群的遗传结构存在差异。目前虽有从遗传分化的分子特性对亚洲

玉米螟地理种群进行遗传变异分析的相关研究(李菁等, 2010; 魏书军和陈学新, 2011; Li *et al.*, 2014), 但从亚洲玉米螟对田间不同寄主的取食选择性而导致的后代遗传分化差异方面尚没有明确报道。有研究表明, 亚洲玉米螟对不同寄主植物具有取食选择性, 且取食不同寄主植物后的亚洲玉米螟个体整个生育期发生变化(袁志华, 2013)。杨哲等对采自田间玉米 *Zea mays*、苘麻 *Abutilon theophrasti* Medicus、红蓼 *Polygonum orientale* 和豚草 *Ambrosia artemisiifolia* 的亚洲玉米螟越冬幼虫在其复苏后分别饲喂其对应的寄主植物, 羽化后经形态学鉴定为亚洲玉米螟后, 提取其成虫线粒体 DNA 进行遗传多样性分析, 表明来源不同寄主植物的亚洲玉米螟种群间的遗传多态性较高, 基因交流频繁, 遗传分化程度不明显(杨哲等, 2015)。但因其种群数量少, 不能完全反映来源于不同寄主植物的亚洲玉米螟不同

地理种群间的遗传分化情况。本研究分别从亚洲玉米螟在不同地区、不同田间寄主植物上的遗传分化程度和基因交流水平上进行分析。目前,线粒体 DNA 在分子标记技术中具有提取技术简单、母系遗传、进化速率快等特点,被广泛应用于昆虫系统进化及种群的遗传变异的分析中(Harrison, 1989; Miya *et al.*, 2003)。本研究针对亚洲玉米螟寄主范围广和迁飞扩散能力较强的特点,利用线粒体 COI 基因作为分子标记,分析中国东北地区玉米、谷子和高粱 3 种寄主植物共 23 个地理种群的亚洲玉米螟线粒体 COI 基因序列,从不同地理种群间和不同田间寄主种群间的基因遗传分化程度和基因交流水平对亚洲玉米螟的寄主种群遗传多样性进行了分析,以期为该虫的区域性控制和防治策略提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 供试虫源的采集

本研究供试虫源于 2017 年 9 月采自中国东北黑龙江、吉林、辽宁和内蒙古 4 省 17 个地区共 400 头亚洲玉米螟幼虫样品。寄主植物包括玉米 *Z. mays*、谷子 *S. italica* 和高粱 *S. bicolor*,采用随机取样的方法进行采集,同一地点同一寄主植物上采集的亚洲玉米螟为 1 个种群,共 23 个种群。采集到的所有样品均浸泡在 -20°C 的无水乙醇中保存备用,详细信息见表 1。

1.2 基因组 DNA 的提取、目的片段 PCR 扩增及测序

将单头亚洲玉米螟幼虫置于离心管中,加入 TE (Tris-EDTA, pH 8.0)缓冲液冰浴研磨虫体至匀浆,利用基因组 DNA 提取试剂盒(TIANGEN)进行亚洲玉米螟总 DNA 的提取。提取的 DNA 样品通过 1% 琼脂糖凝胶电泳检测 DNA 质量,合格后置于 -20°C 保存备用。

本研究选用亚洲玉米螟线粒体细胞色素氧化酶 I 亚基(COI)基因作为分子标记,所用引物参照 Folmer 等(1994)的通用引物:COI_F: 5'-CAAGAAGAATCGTTGAAAATGGAGC-3'; COI_R: 5'-TGGAAGTTCGTTATATGAATGTTCTGC-3'。PCR 反应体系为 25 μL :10 \times PCR buffer 2.5 μL , dNTPs 2 μL , DNA 模板 1 μL , 上下游引物(0.01 mmol/L)各 1 μL , Taq DNA 聚合酶(5 U/ μL) 0.5 μL 。PCR 扩增程序:94 $^{\circ}\text{C}$ 预变性 3 min; 94 $^{\circ}\text{C}$ 变性 30 s, 60 $^{\circ}\text{C}$ 退火 60 s, 72 $^{\circ}\text{C}$ 延伸 50 s,共 35 个循环;72 $^{\circ}\text{C}$ 后延伸

10 min, 4 $^{\circ}\text{C}$ 保存。PCR 产物采用 1% 琼脂糖凝胶电泳检测,电泳结果在 AlphaImager HP 凝胶成像系统下拍照记录。紫外光下切下目的条带,然后按照 DNA 凝胶回收试剂盒说明书回收各样品 PCR 产物,回收产物委托北京华大基因研究中心进行 DNA 测序。

1.3 序列与数据分析

利用 Clustal1.81 (Thompson *et al.*, 1997)进行多序列比对及同源性分析,并辅以人工校对。应用分子进化遗传分析软件 MEGA6.0 (Tamura *et al.*, 2011)计算所得 COI 基因序列的碱基组成、保守位点、变异位点、简约信息位点、单一突变位点、转换和颠换的比值。使用 DnaSP 5.0 统计单倍型多样性(Hd)、核苷酸多样性(Pi)、种群间核苷酸平均差异数(Kxy)、种群间遗传分化程度参数 Fst 和 Gst 以及分子标记的变异速率的中性检验 Tajima's D (Librado and Rozas, 2009),并计算种群间的基因流 Nm 和遗传距离 $Fst/(1 - Fst)$ 。根据经纬度计算出各采集地两两之间的地理距离。通过 MEGA6.0 软件(Tamura *et al.*, 2011)基于 Kimura2-Parameter (K2-P)模型,以桃蛀螟 *Conogethes punctiferalis* COI 基因(GenBank 登录号: NC021389)作为外群,采用邻接法(neighbor-joining method, NJ)构建单倍型系统发生树(Tamura *et al.*, 2011),系统树各分支的置信度(bootstrap)均进行 1 000 次重复检验。采用 Network 4.6 程序(Bandelt *et al.*, 1999)构建单倍型的中介网络图。利用 Arlequin3.11 软件(Excoffier *et al.*, 2005)进行分子变异分析(AMOVA),以评估不同寄主种群之间、种群之间、种群内的遗传分化的来源及所占比例。为了检验种群间的遗传分化是否与种群间的地理距离具有相关性,利用 Mantel 软件对成对种群间的遗传距离 $Fst/(1 - Fst)$ 矩阵与各种群采样点间的地理距离(km)的自然对数进行相关性检测(Bonnet and VandePeer, 2002)。

2 结果

2.1 亚洲玉米螟线粒体 COI 基因的碱基组成及序列分析

本研究共获得 400 条长度为 1 034 bp 的亚洲玉米螟线粒体 COI 基因序列,其中保守位点(conserved sites)964 个,变异位点(variable sites)70 个,变异百分率为 6.77%,突变总数(total number of mutation)为 72。其中简约信息位点(parsimony

表 1 中国东北亚洲玉米螟不同寄主上不同地理种群样本采集信息

Table 1 Specimen data of different geographic populations of *Ostrinia furnacalis* on different host plants in Northeast China

种群代码 Population code	样本数 Number of specimens	采集地点 Collecting locality	经纬度 Latitude and longitude	采集时间 Collecting date	寄主植物 Host plants
ADYM	12	黑龙江安达羊草镇 Yangcao, Anda, Heilongjiang	46.34°N, 125.43°E	2017.09	玉米 Corn
BQYM	17	黑龙江拜泉兴国乡 Xingguo, Baiquan, Heilongjiang	47.56°N, 126.21°E	2017.09	玉米 Corn
BAYM	14	黑龙江北安隋家屯 Suijia, Bei'an, Heilongjiang	48.28°N, 126.50°E	2017.09	玉米 Corn
HRBGL	21	黑龙江哈尔滨民主乡 Minzhu, Harbin, Heilongjiang	45.86°N, 126.81°E	2017.09	高粱 Sorghum
HRBGZ	21	黑龙江哈尔滨民主乡 Minzhu, Harbin, Heilongjiang	45.86°N, 126.81°E	2017.09	谷子 Millet
HRBYM	22	黑龙江哈尔滨民主乡 Minzhu, Harbin, Heilongjiang	45.86°N, 126.81°E	2017.09	玉米 Corn
HHYM	23	黑龙江黑河 Heihe, Heilongjiang	50.26°N, 127.48°E	2017.09	玉米 Corn
QGYM	14	吉林前郭查干花乡 Zhaganhua, Qianguo, Jilin	44.61°N, 124.10°E	2017.09	玉米 Corn
SYYM	15	吉林松原九连山乡 Jiulianshan, Songyuan, Jilin	45.15°N, 125.21°E	2017.09	玉米 Corn
TYYM	24	吉林通榆开通镇 Kaitong, Tongyu, Jilin	44.52°N, 122.66°E	2017.09	玉米 Corn
TYGL	20	吉林通榆开通镇 Kaitong, Tongyu, Jilin	44.52°N, 122.66°E	2017.09	高粱 Sorghum
TYGZ	18	吉林通榆开通镇 Kaitong, Tongyu, Jilin	44.52°N, 122.66°E	2017.09	谷子 Millet
JMSYM	15	黑龙江佳木斯 Jiamusi, Heilongjiang	46.80°N, 130.42°E	2017.09	玉米 Corn
TLYM	17	辽宁铁岭 Tieling, Liaoning	42.22°N, 123.73°E	2017.09	玉米 Corn
LDYM	14	黑龙江林甸花园乡 Huayuan, Lindian, Heilongjiang	46.99°N, 124.93°E	2017.09	玉米 Corn
MDJYM	19	黑龙江牡丹江 Mudanjiang, Heilongjiang	44.43°N, 129.52°E	2017.09	玉米 Corn
NHYM	11	黑龙江讷河进化村 Jinhua, Nehe, Heilongjiang	48.49°N, 124.98°E	2017.09	玉米 Corn
TLYM2	18	内蒙古通辽 Tongliao, Inner Mongolia	43.64°N, 122.32°E	2017.09	玉米 Corn
QQHEYM	22	黑龙江齐齐哈尔 Qiqihaer, Heilongjiang	47.22°N, 123.65°E	2017.09	玉米 Corn
QQHEGL	19	黑龙江齐齐哈尔 Qiqihaer, Heilongjiang	47.22°N, 123.65°E	2017.09	高粱 Sorghum
QQHEGZ	20	黑龙江齐齐哈尔 Qiqihaer, Heilongjiang	47.22°N, 123.65°E	2017.09	谷子 Millet
SHYM	13	黑龙江绥化东长发电 Dongchangfa, Suihua, Heilongjiang	46.65°N, 126.93°E	2017.09	玉米 Corn
WKYM	11	黑龙江望奎县大桥屯 Daqiao, Wangkui, Heilongjiang	46.82°N, 126.53°E	2017.09	玉米 Corn

informative site) 52 个, 单一变异位点 (singleton variable site) 18 个, 没有碱基的缺失和插入现象。所测 COI 基因序列中核苷酸组成为: A: 32.2%, T: 40.4%, C: 14.4%, G: 13.0%, A + T: 72.6%, G + C: 27.4%, 表现出明显的碱基 A/T 偏倚性, 符合昆虫线粒体基因序列碱基组成特点 (Jermin and Crozier, 1994)。其中总体变异位点中转换与颠换的比值为 20.36, 与亲缘关系较近的分类阶元之间核苷酸替换表现为转换明显大于颠换的变异特点 (Simon *et al.*, 1994) 一致。

2.2 亚洲玉米螟线粒体 COI 基因的单倍型、遗传多样性和中性检验分析

本研究 400 条亚洲玉米螟 COI 基因序列共检测到 60 个单倍型, 分别命名为 H1 – H60。经与 NCBI 比对, 发现有 12 个单倍型已经报道 (Li *et al.*, 2014), 剩余 48 个为新发现的单倍型, 命名为 Hap125 – Hap172 (GenBank 登录号: MH494029 – MH494076)。由表 2 可以看出, 各地理种群单倍型数量范围为 1 ~ 11 个, 其中 TYGL 种群单倍型数量最丰富, 在 20 个检测个体中共定义了 11 种单倍型。在所确定的 60 个单倍型中, 单倍型 H3 出现频率最高, 所占比例为 42.5% (170/400), 且被 21 个地理种群所共享, 而 JMSYM 的全部个体均属于该单倍型。对各地理种群单倍型进行多样性分析和 Tajima's *D* 分析结果表明 (表 2), 亚洲玉米螟 23 个地理种群的总群体单倍型多样性 (*Hd*) 为 0.793 ± 0.01 , 核苷酸多样性 (*Pi*) 为 0.00424 ± 0.00035 , 种群间核苷酸平均差异数 (*Kxy*) 为 4.380。不同地理种群的单倍型多样性在 $0 \sim 0.916 \pm 0.041$ 之间, 核苷酸多样性在 $0 \sim 0.01323$ 之间 (表 2), 总体上各种群的遗传多样性较丰富, 但 JMSYM 种群的单倍型多样性和核苷酸多样性最低, 各项参数均为 0, 说明该种群的遗传多样性很低; 其次遗传多样性较低的为 MDJYM 种群 (*Hd* = 0.205 ± 0.119 , *Pi* = 0.00020 ± 0.00012)。从 Tajima's *D* 中性检验结果可以得出 (表 2), 总种群的 Tajima's *D* 值为 -1.73602 ($0.10 > P > 0.05$), 表明中国东北地区亚洲玉米螟总体上在较近的历史时期未经历明显的种群扩张或持续增长模式, 群体大小保持相对稳定 (Harpending *et al.*, 1998), 但其中 BQYM 种群的 Tajima's *D* 值为 2.56564, 在 $P < 0.01$ 水平上差异显著, HRBGL (Tajima's *D* = 2.01078) 和 HHYM (Tajima's *D* = 2.22792) 种群在 $P < 0.05$ 水平上差异显著, 表明亚洲玉米螟在以上 3 个地理种群中可能出现过相对种

群扩张。

2.3 亚洲玉米螟种群基因流、遗传分化及分子变异分析

遗传分化指数 *Fst* 和基因流 *Nm* 可反映种群间的遗传差异及基因交流程度 (Hudson *et al.*, 1992)。DnaSP 5.0 计算结果显示, 总的种群 *Fst* 为 0.1579, *Gst* 为 0.15041, 总基因流 *Nm* 为 2.67, 说明不同地理种群间产生了较大的遗传分化差异 (Rousset, 1997), 同时各地理种群和寄主种群间的基因流显示各种群间又存在一定的基因交流 (表 3)。由表 3 可以看出, JMSYM 和 MDJYM 种群与其他各种群的基因交流程度较低, 遗传分化水平相对较高。另外, 各种群间的核苷酸平均差异数 (*Kxy*) 变化范围在 1.684 ~ 11.452 之间; 遗传分化系数 (*Gst*) 在 $-0.011 \sim 0.438$ 之间; 遗传分化指数 (*Fst*) 在 $-0.046 \sim 0.627$ 之间。

AMOVA 分子变异分析 (表 4) 表明, 23 个种群之间的方差组分为 0.35923, 占方差比率的 16.24%; 而种群内部的方差组分为 1.85327, 占方差比率的 83.76%, 3 个寄主上种群间的方差组分为 0.03585, 占方差比率的 1.57%。亚洲玉米螟各种群间的遗传变异差异极显著 ($P < 0.001$), 种群内部的遗传变异远大于种群间的遗传变异, 遗传变异主要来自于种群内部, 而不是种群间。而不同寄主种群间表现出较低的遗传变异水平 ($P > 0.05$), 各寄主植物上种群间的遗传变异不明显 (表 4), 说明中国东北地区亚洲玉米螟的种群遗传分化主要来自种群内部, 而不是其地理种群间或寄主种群间。

应用 Mantel 相关性检验检测各种群间遗传距离是否与地理隔离有关。结果显示, 各地理种群的遗传距离与地理距离的自然对数之间无显著相关性 ($R^2 = 0.071$, $P > 0.05$), 例如: 在同一地区不同寄主种群上, HRBYM 和 HRBGL 种群间地理距离 (km) 自然对数为 0, 遗传距离为 0.1962, 表现出较高的遗传变异; HHYM 和 JLSYYM 种群间地理距离 (km) 自然对数为 6.38, 而遗传距离却为 0 (图 1)。结果表明, 目前东北地区亚洲玉米螟遗传变异尚无地域性差异, 地理距离远近不能决定遗传距离的大小, 地理隔离对亚洲玉米螟遗传分化无显著的影响。

2.4 亚洲玉米螟不同种群单倍型系统发育分析

以同科桃蛀螟 *Conogethes punctiferalis* COI 基因序列 (GenBank 登录号: NC021389) 作为外群, 采用邻接法分别基于不同寄主同一地理区域和同一寄主不同地理种群构建了亚洲玉米螟线粒体 COI 基因的单倍型系统发育树 (图 2)。结果显示, 各单倍型

表 2 中国东北亚洲玉米螟不同寄主种群 mtDNACOI 基因遗传多样性及中性检验分析

Table 2 Genetic diversity and neutrality test of mtDNACOI gene among <i>Ostrinia furnacalis</i> populations on different host plants in Northeast China						
种群代码 Population code	单倍型分布 Haplotype distribution	单倍型多样性 Haplotype diversity	核苷酸多样性 Nucleotide diversity	核苷酸平均差异数 Average number of nucleotide differences	中性检验 Tajima's <i>D</i>	中性检验显著性 Statistical significance
	<i>h</i>	<i>Hd</i>	<i>Pi</i>	<i>Kxy</i>		
ADYM	H1(2), H2(4), H3(6)	0.667 ± 0.091	0.00352 ± 0.00053	3.636	1.48819	<i>P</i> > 0.10
BQYM	H2(3), H3(8), H4(6)	0.662 ± 0.065	0.00303 ± 0.00023	3.132	2.56564	<i>P</i> < 0.01 **
BAYM	H3(6), H5(3), H6(4), H7(1)	0.736 ± 0.075	0.01323 ± 0.00306	13.68	1.20758	<i>P</i> > 0.10
HRBYM	H3(14), H6(3), H18(2), H19(3)	0.576 ± 0.108	0.00851 ± 0.00293	8.801	-0.21825	<i>P</i> > 0.10
HRBGZ	H2(2), H3(8), H11(3), H12(2), H13(1), H14(1), H15(1), H16(1), H17(1), H18(1)	0.843 ± 0.068	0.00356 ± 0.00032	3.676	0.36216	<i>P</i> > 0.10
HRBGL	H2(6), H3(8), H8(2), H9(4), H10(1)	0.762 ± 0.055	0.00305 ± 0.00022	3.152	2.01078	<i>P</i> < 0.05 *
HHYM	H2(2), H3(14), H19(3), H20(4)	0.601 ± 0.099	0.00313 ± 0.00039	3.233	2.22792	<i>P</i> < 0.05 *
QCYM	H2(2), H3(6), H14(1), H21(1), H22(1), H23(3)	0.791 ± 0.089	0.00317 ± 0.00041	3.27	0.60296	<i>P</i> > 0.10
SYYM	H3(4), H24(2), H25(2), H26(1), H27(1), H28(1), H29(3), H30(1)	0.895 ± 0.053	0.00422 ± 0.00035	0.709	4.36100	<i>P</i> > 0.10
TYYM	H2(2), H3(5), H18(4), H19(9), H23(3), H31(1)	0.797 ± 0.053	0.00312 ± 0.00028	3.221	0.67669	<i>P</i> > 0.10
TYGZ	H2(2), H3(2), H18(2), H19(7), H23(2), H37(2), H38(1)	0.830 ± 0.072	0.00309 ± 0.00035	3.196	0.78474	<i>P</i> > 0.10
TYGL	H2(3), H3(2), H11(1), H18(1), H19(5), H23(2), H32(2), H33(1), H34(1), H35(1), H36(1)	0.916 ± 0.041	0.00376 ± 0.00048	3.889	-0.87809	<i>P</i> > 0.10
JMSYM	H3(15)	0	0	0	-	-
TLYM	H1(3), H18(1), H23(8), H24(1), H29(1), H39(3)	0.750 ± 0.089	0.00367 ± 0.00037	3.794	1.03512	<i>P</i> > 0.10
LDYM	H3(6), H5(2), H19(3), H40(1), H41(2)	0.780 ± 0.085	0.00292 ± 0.00069	3.022	0.26023	<i>P</i> > 0.10
MDJYM	H3(17), H42(1), H43(1)	0.205 ± 0.119	0.00020 ± 0.00012	0.211	-1.51077	<i>P</i> > 0.10
NHYM	H3(3), H19(6), H44(1), H45(1)	0.673 ± 0.123	0.00352 ± 0.00049	3.636	1.37092	<i>P</i> > 0.10
TLYM2	H18(2), H19(5), H23(6), H29(2), H46(1), H47(1), H48(1)	0.824 ± 0.061	0.00305 ± 0.00027	3.150	0.30095	<i>P</i> > 0.10
QQHEYM	H2(5), H3(13), H8(1), H49(3)	0.606 ± 0.092	0.00238 ± 0.00034	2.459	1.53062	<i>P</i> > 0.10
QQHEGZ	H3(13), H19(3), H39(1), H51(2), H52(1)	0.568 ± 0.119	0.00285 ± 0.00050	2.947	1.03491	<i>P</i> > 0.10
QQHEGL	H2(1), H3(13), H8(2), H11(1), H19(1), H50(1)	0.538 ± 0.133	0.00251 ± 0.00057	2.596	0.02908	<i>P</i> > 0.10
SHYM	H3(8), H19(1), H53(1), H54(1), H55(1), H56(1)	0.641 ± 0.150	0.00350 ± 0.00093	3.615	-1.05276	<i>P</i> > 0.10
WKYM	H3(4), H11(1), H41(2), H57(1), H58(1), H59(1), H60(1)	0.873 ± 0.089	0.00394 ± 0.00081	4.073	-0.02573	<i>P</i> > 0.10
总种群 Total population	60	0.793 ± 0.010	0.00424 ± 0.00035	4.380	-1.73602	0.10 > <i>P</i> > 0.05

种群代码信息见表 1。For population code information, see Table 1. H1 – H60: 单倍型 Haplotypes. 括号内数值表示种群中该单倍型个数, 由 DnaSP 5.0 软件计算得出。表中数据为平均数 ± 标准差。星号和双星号分别表示差异显著 (*P* < 0.05) 和差异极显著 (*P* < 0.01) (多重检验)。The value in brackets indicates the number of haplotypes in the population calculated by DnaSP 5.0 software. Data in the table are mean ± *SD*. The asterisk and double asterisk indicate significant difference (*P* < 0.05) and extremely significant difference (*P* < 0.01) (multiple test), respectively.

表 3 基于 COI 基因的中国东北亚洲玉米螟不同寄主种群间遗传分化指数 F_{st} (上三角) 和基因流 Nm (下三角)

Table 3 Population pairwise F_{st} values (above the diagonal) and gene flow Nm (below the diagonal) among *Ostrinia furnacalis* populations on different hosts in Northeast China based on COI gene

种群代码																								
Population		ADYM	BQYM	BAYM	HRBGL	HRBGZ	HRBYM	HHYM	QGYM	SYYM	TYYM	TYGL	TYGZ	JMSYM	TLYM	LDYM	MDJYM	NHYM	TLYM2	QQHEYM	QQHEGL	QQHEGZ	SHYM	WKYM
code																								
	ADYM	-0.046	0.244	0.009	0.033	0.106	-0.017	-0.008	-0.034	0.020	0.055	0.073	0.394	0.093	0.068	0.381	-0.026	0.119	0.028	0.024	0.003	0.025	0.006	
	BQYM	inf	0.246	0.048	0.003	0.116	0.035	0.017	0.010	0.096	0.112	0.154	0.421	0.160	0.099	0.405	0.058	0.183	0.048	0.046	0.036	0.050	0.012	
	BAYM	1.55	1.53	0.285	0.241	0.009	0.227	0.229	0.243	0.295	0.325	0.321	0.221	0.301	0.190	0.219	0.265	0.317	0.227	0.212	0.211	0.184	0.200	
	HRBGL	56.97	9.98	1.25	0.029	0.164	0.049	0.077	0.015	0.073	0.089	0.116	0.513	0.180	0.163	0.497	0.007	0.185	0.102	0.101	0.101	0.119	0.089	
	HRBGZ	14.68	165.61	1.58	16.62	0.103	0.000	-0.018	-0.023	0.041	0.085	0.097	0.367	0.129	0.058	0.354	0.014	0.121	0.029	0.020	0.004	0.017	-0.002	
	HRBYM	4.23	3.80	58.19	2.55	4.36	0.081	0.090	0.108	0.176	0.228	0.218	0.112	0.206	0.050	0.110	0.133	0.220	0.086	0.066	0.064	0.039	0.067	
	HHYM	inf	13.66	1.71	9.65	inf	5.67	0.023	-0.004	0.078	0.152	0.142	0.336	0.171	0.021	0.322	-0.003	0.186	0.024	0.006	-0.023	0.005	0.013	
	QGYM	inf	28.12	1.69	5.96	inf	5.04	21.62	0.000	0.049	0.109	0.104	0.363	0.101	0.062	0.349	0.063	0.086	0.046	0.029	0.017	0.005	0.004	
	SYYM	inf	50.36	1.56	33.82	inf	4.13	inf	inf	0.020	0.066	0.065	0.359	0.098	0.049	0.348	-0.014	0.093	0.031	0.038	0.005	0.035	0.007	
	TYYM	24.05	4.73	1.20	6.33	11.60	2.34	5.87	9.62	24.31	0.002	0.030	0.566	0.018	0.199	0.550	-0.011	0.008	0.028	0.185	0.126	0.158	0.130	
	TYGL	8.54	3.95	1.04	5.13	5.36	1.69	2.80	4.08	7.09	244.60	-0.011	0.599	0.033	0.279	0.586	0.586	0.030	0.048	0.250	0.200	0.230	0.184	
	TYGZ	6.35	2.74	1.06	3.82	4.63	1.80	3.02	4.31	7.22	16.28	inf	0.626	-0.005	0.272	0.611	0.021	-0.010	0.227	0.262	0.199	0.230	0.196	
	JMSYM	0.77	0.69	1.76	0.47	0.86	3.97	0.99	0.88	0.89	0.38	0.33	0.30	0.587	0.154	0.000	0.474	0.627	0.102	0.229	0.263	0.130	0.200	
	TLYM	4.85	2.62	1.16	2.28	3.38	1.93	2.42	4.44	4.60	27.61	14.58	inf	0.35	0.266	0.573	0.086	-0.024	0.029	0.273	0.213	0.228	0.197	
	LDYM	6.87	4.54	2.13	2.56	8.16	9.55	22.97	7.54	9.77	2.01	1.29	1.34	2.75	1.38	0.145	0.115	0.281	0.000	-0.008	-0.032	-0.029	-0.029	
	MDJYM	0.81	0.73	1.79	0.51	0.91	4.07	1.05	0.93	0.94	0.41	0.35	0.32	inf	0.37	2.94	0.460	0.612	0.024	0.216	0.250	0.123	0.189	
	NHYM	inf	8.09	1.39	66.43	34.05	3.27	inf	7.42	inf	inf	0.35	23.19	0.56	5.32	3.87	0.59	0.107	0.046	0.103	0.042	0.098	0.085	
	TLYM2	3.70	2.24	1.08	2.20	3.63	1.78	2.18	5.30	4.88	58.39	16.31	inf	0.30	inf	1.28	0.32	4.19	0.031	0.285	0.227	0.236	0.198	
	QQHEYM	17.17	9.97	1.70	4.39	16.55	5.34	20.05	10.26	15.39	17.17	9.97	1.70	4.39	16.55	inf	20.05	10.26	15.39	0.185	0.018	-0.015	-0.032	
	QQHEGL	20.35	10.33	1.85	4.44	24.44	7.13	77.50	16.88	12.58	2.21	1.50	1.41	1.68	1.33	inf	1.82	4.36	2.21		-0.029	-0.038	-0.022	
	QQHEGZ	191.81	13.44	1.87	4.44	137.62	7.29	inf	29.23	97.73	3.47	2.00	2.02	1.40	1.85	inf	1.50	11.39	1.70	26.82	inf	-0.030	-0.032	
	SHYM	19.69	9.47	2.22	3.69	29.80	12.42	99.70	104.54	13.78	2.66	1.67	1.67	3.36	1.69	inf	3.55	4.59	1.62	inf	inf	inf	-0.027	
	WKYM	79.50	40.45	2.00	5.12	inf	7.00	39.15	126.08	67.62	3.34	2.22	2.05	2.00	2.04	inf	2.14	5.35	2.02	inf	inf	inf	inf	

种群代码信息见表 1。Population code information see Table 1. inf; 无限大 Infinite.

表 4 中国东北亚洲玉米螟不同寄主种群线粒体 COI 基因的分子变异分析

Table 4 Analysis of molecular variance (AMOVA) of mitochondrial COI gene in *Ostrinia furnacalis* populations on different hosts in Northeast China

变异来源	自由度	平方和	方差组分	变异百分率	固定系数
Source of variation	df	Sum of sequences	Variance components	Percentage of variation	Fixation index
种群间 Among populations	22	176.165	0.35923 Va	16.24	$F_{st} = 0.16236$
种群内 Within population	372	689.418	1.85327 Vb	83.76	$P < 0.0001$
不同寄主种群间	2	11.015	0.03585 Vc	1.57	$F_{ct} = 0.01568$
Among different host populations					$P > 0.05$
总变异 Total variance	394	865.582	2.21250		

Va, Vb, Vc: 方差组分的数量 Number of variance components; F_{ct} : 不同寄主种群间变异 Variation among different host populations; F_{st} : 种群内或种群间变异 Variation within or among populations.

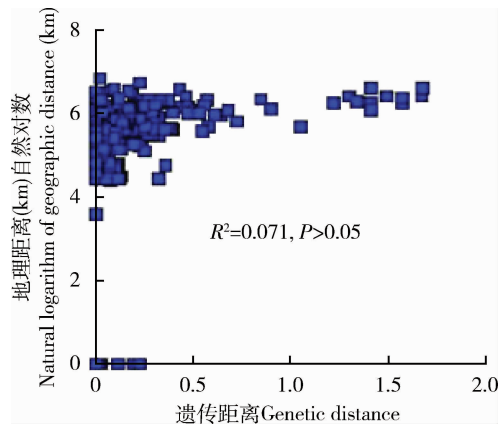


图 1 基于 COI 基因序列的中国东北亚洲玉米螟不同寄主种群的成对遗传距离与地理距离 (km) 自然对数的 Mantel 检验

Fig. 1 Mantel test between the pairwise genetic distances and the natural logarithm of geographic distance (km) based on COI gene sequences of *Ostrinia furnacalis* populations on different hosts in Northeast China

都能与外群明显分开,4 条发育树都形成了 2 个明显的支系,其中不同寄主种群和玉米寄主不同地理种群发育树的其中一支都仅为一个单倍型(H6),为 BAYM 和 HRBYM 种群独有,其他单倍型聚为一支。其他各寄主种群单倍型之间未显示出明显的地理谱系,各分支置信度也较低。总体来看,系统发育树并未反映出与地理位置和寄主植物相关的信息。

单倍型网络中介图显示(图 3),线粒体 COI 基因单倍型的分布结果与其 NJ 系统发育树的单倍型分布一致,从不同寄主上种群的单倍型网络中介图可以看出,单倍型 H6 与其他单倍型明显分开,为玉米寄主种群(YM)独有,但此单倍型在所有个体中所占比例较小,为 1.75%(7/400)。由图 3 可以看出,各寄主种群和地理种群之间有共享单倍型,也有独有单倍型,单倍型分布无明显规律,大多数单倍型

都处于较为混杂的分布格局中。此结果更加验证了中国东北亚洲玉米螟不同寄主种群之间的遗传变异主要来自种群内部,而不是寄主间或地理种群间,各寄主种群间的基因交流频繁,尚未形成寄主专化性和种群遗传结构的改变。

3 讨论

一个物种的起源与进化历史主要取决于其种群内部的遗传多样性和遗传结构(Lohman *et al.*, 2008)。本研究分析了中国东北地区 3 种主要寄主植物的 23 个亚洲玉米螟地理种群的 COI 基因序列,共检测到 60 种单倍型,其中单倍型 H3 被 3 种寄主植物上的 21 个亚洲玉米螟种群所共享,说明该单倍型是亚洲玉米螟种群进化史上出现的较为稳定、环境适应性较强的一种单倍型。线粒体 COI 基因的单倍型多样度和核苷酸多样度均显示为较高水平,说明亚洲玉米螟对不同寄主植物的环境适应能力较强,总体上呈现出较高的遗传多样性,此结果与李菁、杨哲等的研究结果一致(李菁等, 2010; 杨哲等, 2015)。有研究表明,昆虫会因其生物学特性及对栖息环境的依赖程度体现出不同的遗传多样性水平(李春选等, 2003; 王红等, 2014)。进而推测由于亚洲玉米螟寄主范围较广、栖息环境类型多样、食物选择多样,导致了亚洲玉米螟相对较高的遗传多样性。由于亚洲玉米螟在我国由北向南可发生 1 ~ 7 代不等,导致在不同生长期其发生规律不同。例如,韩永旭(2017)研究结果表明,温度等环境条件不同可影响亚洲玉米螟的后代生活史状态。由此可以推测,不同分布区的亚洲玉米螟发生规律也可能是导致其遗传多样性丰富的原因之一。另外,本研究 JMSYM 和 MDJYM 两个地理种群的遗传多样性

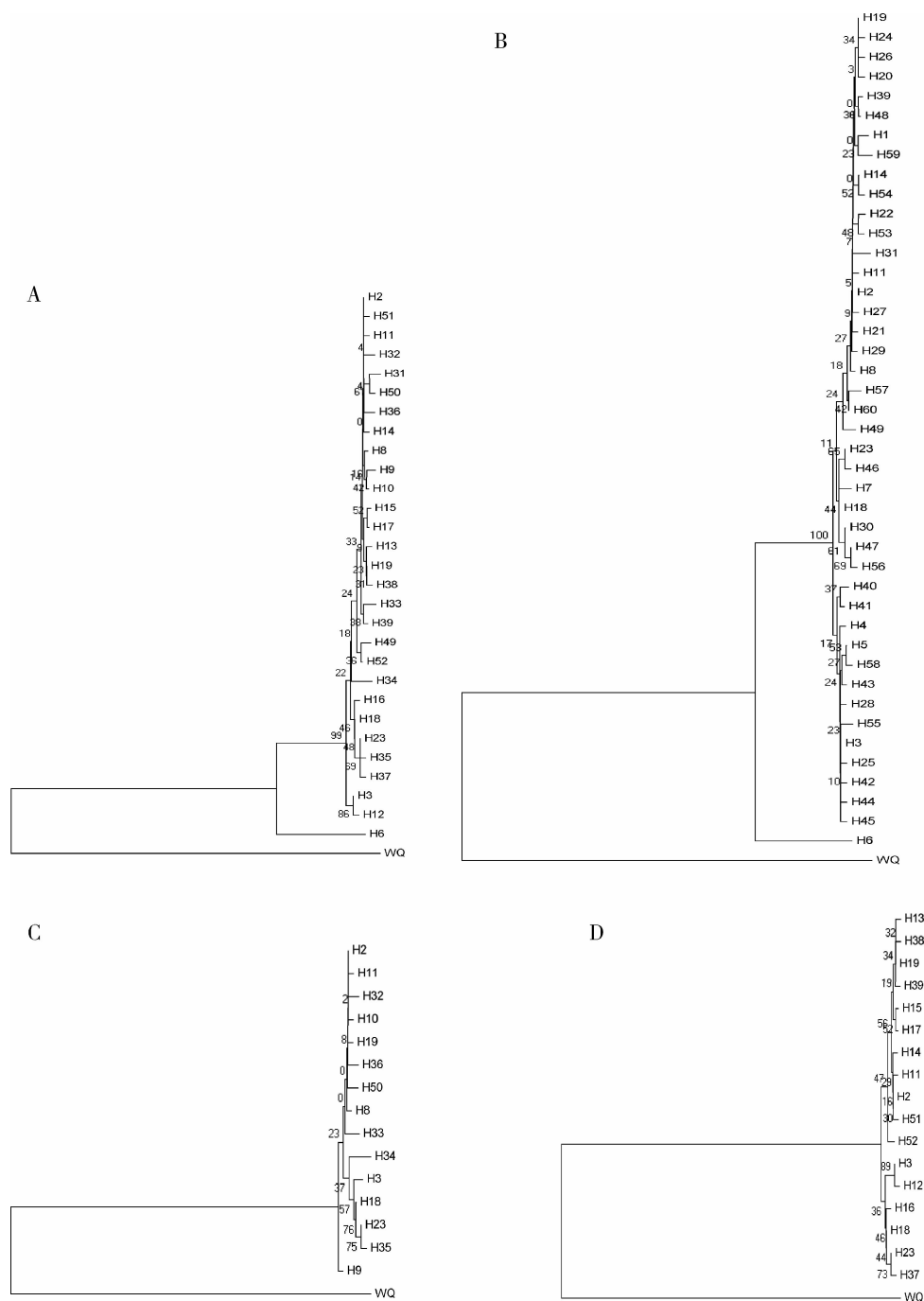


图2 邻接法构建的中国东北亚洲玉米螟种群基于 COI 基因单倍型系统发育树
Fig. 2 Phylogenetic trees of COI gene haplotypes of different *Ostrinia furnacalis* populations in Northeast China constructed by neighbor-joining method

A: 亚洲玉米螟不同寄主种群 *O. furnacalis* populations on different hosts; B: 玉米寄主上亚洲玉米螟不同地理种群 Different geographic populations of *O. furnacalis* on the host corn; C: 高粱寄主上亚洲玉米螟不同地理种群 Different geographic populations of *O. furnacalis* on the host sorghum; D: 谷子寄主上亚洲玉米螟不同地理种群 Different geographic populations of *O. furnacalis* on the host millet. 以桃蛀螟 (WQ) 为外群 *Conogethes punctiferalis* (WQ) was used as the outgroup. H1 - 60: 单倍型 Haplotypes.

水平较低,关于这两个种群是否曾由于瓶颈效应导致遗传结构发生改变还需要进一步深入研究。
种群间的遗传分化与基因交流是研究物种种群历史与进化的重要依据 (Sunnucks, 2000;

Mendelson and Shaw, 2005)。通常迁飞能力 (或其随气流远距离扩散能力) 较强的物种,可使其种群环境作用发生不断变迁,造成各地理种群难以形成较显著的遗传结构的改变。有研究表明,当 $Nm > 1$

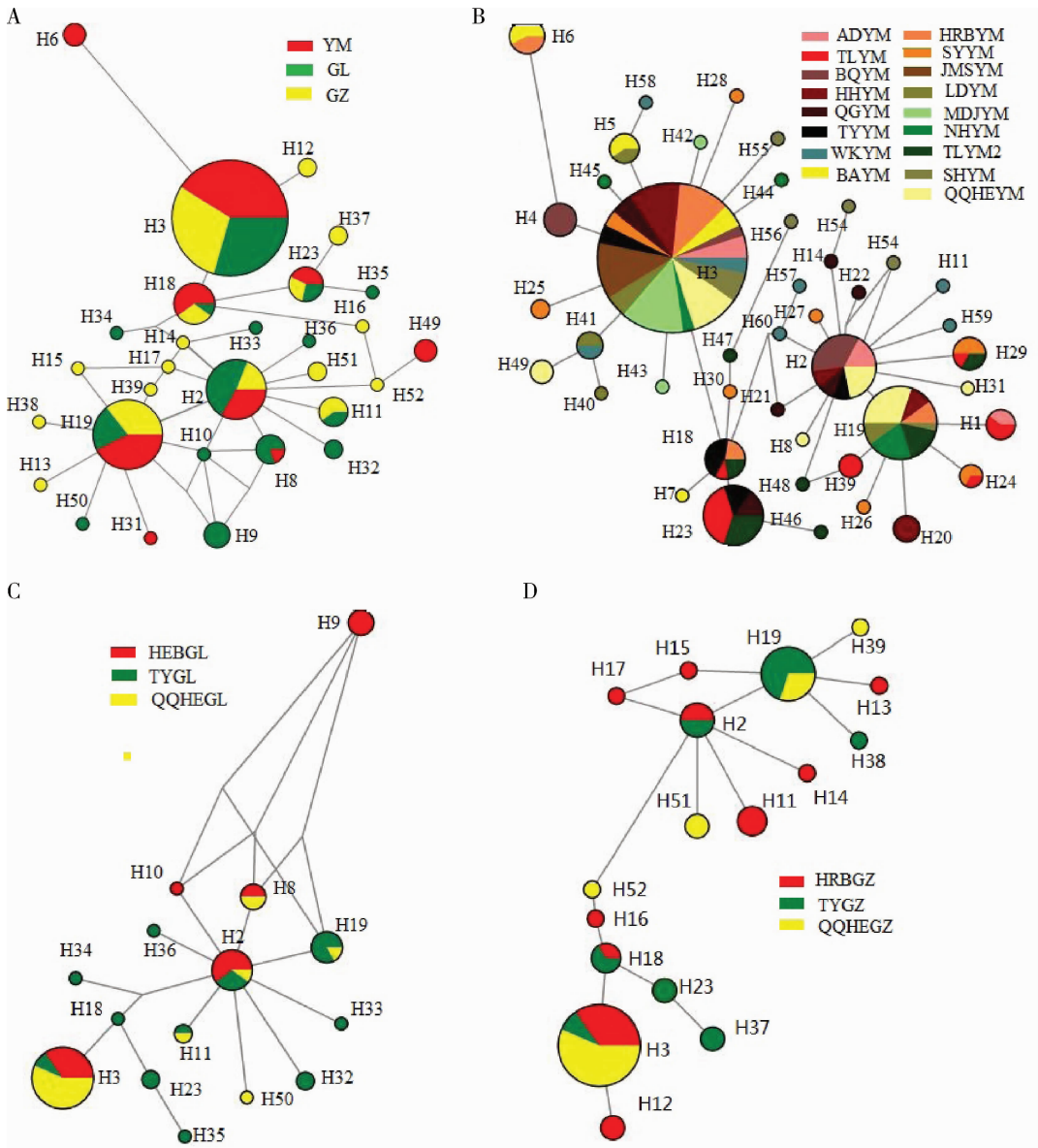


图3 中国东北亚洲玉米螟不同种群 COI 基因各单倍型的中介网络图

Fig. 3 Median-joining network of haplotypes of COI gene from different populations of *Ostrinia furnacalis* in Northeast China
A: 亚洲玉米螟不同寄主种群 *O. furnacalis* populations on different hosts; B: 玉米寄主上亚洲玉米螟不同地理种群 Different geographic populations of *O. furnacalis* on the host corn; C: 高粱寄主上亚洲玉米螟不同地理种群 Different geographic populations of *O. furnacalis* on the host sorghum; D: 谷子寄主上亚洲玉米螟不同地理种群 Different geographic populations of *O. furnacalis* on the host millet. H1 – 60: 在 23 个亚洲玉米螟种群中定义的单倍型 Haplotypes of COI gene from 23 *O. furnacalis* populations. 圆面积代表单倍型出现频率, 彩色扇形面积代表各样品种群在同一单倍型中所占的比例. 种群代码信息见表 1. Circle areas represent the proportion of haplotype frequencies, while colored portions represent the proportions of the same haplotype that occurs in each sampling region. For population code information, see Table 1.

时,种群间的基因交流水平较高,种群间遗传变异较小;当 $Nm > 4$ 时,种群间的基因交流比较频繁,遗传变异很小; $Nm < 1$ 说明种群可能由于遗传漂变而发生了分化(Boivin *et al.*, 2004)。本研究亚洲玉米螟种群的总基因流 Nm 为 2.67,种群间的基因交流水平较高,分析与其具有较强的迁飞扩散能力有关。但是随着外界环境压力和寄主选择的不断变化,地

理种群间或不同寄主种群间是否会发生某种遗传分化,有待于进一步的研究。另外,推测由于亚洲玉米螟种群在中国的入侵时间较长、寄主范围较广、种群间充分的基因交流是造成种群遗传变异较小的另一个原因。
寄主专化性和遗传结构的改变是导致同域物种产生的重要因素(Smith *et al.*, 2006),因此,研究亚

洲玉米螟是否存在寄主专化性和寄主间遗传结构改变,是明确其遗传分化机制的重要基础。本研究的单倍型系统发育树和网络中介图显示,各寄主种群单倍型之间不具有明显的遗传结构差异,单倍型之间和不同寄主上亚洲玉米螟间的分布无明显对应关系,种群间存在共享单倍型的同时,也存在独有单倍型。Rousset (1997)认为当遗传分化系数 $F_{st} < 0.05$ 时群体间遗传分化很小; $0.05 < F_{st} < 0.15$ 时群体间存在中等程度的遗传分化; $0.15 < F_{st} < 0.25$ 时群体间遗传分化较大;而 $F_{st} > 0.25$ 时群体间遗传分化程度很高。本研究总种群的遗传分化系数 F_{st} 为 0.1579,各种群间的遗传分化指数 F_{st} 在 $-0.046 \sim 0.627$ 之间,说明各寄主种群存在一定基因交流的同时,也具有一定程度的遗传分化。并且本研究中分子方差 (AMOVA) 分析结果显示,不同地理种群间的遗传分化 (F_{st}) 变异较大 ($F_{st} = 0.16236$, $P < 0.0001$), 83.76% 遗传变异主要来自种群内部,而种群间的遗传变异仅为 16.24%;而寄主种群间的遗传分化 ($F_{st} = 0.01568$, $P > 0.05$) 很小,遗传变异仅占 1.57%,说明中国东北亚洲玉米螟不同寄主种群之间的遗传变异主要来自种群内部,而不是寄主间或种群间,尚未形成寄主专化性和种群遗传结构的改变。但由于其生活史的特殊性,并不排除各寄主植物的亚洲玉米螟种群间存在寄主转移现象 (杨哲等, 2015)。王丽等 (2015) 为了了解河南安阳地区棉蚜 *Aphis gossypii* 寄主专化型情况,进行了棉蚜不同寄主转接的适合度测定,结果表明安阳地区棉蚜存在黄瓜和棉花两种寄主专化型。吴蔚 (2013) 研究了寄主植物西葫芦对棉蚜寄主专化性的影响及可能机制,其结果表明,西葫芦寄主通过改变棉花型棉蚜的形态特征和寄主选择定位能力,从而打破棉花型棉蚜的专化性,并使其转换为瓜型棉蚜,棉蚜的寄主专化性是可以改变的,特定的寄主植物在棉蚜寄主专化性形成和保持中起着重要作用。目前国外也有研究发现,在法国北部取食玉米和啤酒花-艾蒿的欧洲玉米螟 *O. nubilalis* 种群之间已产生 2 种寄主型遗传分化 (Malausa *et al.*, 2007), 并且产生了生殖隔离,寄主种群间的基因交流阻碍较大。所以伴随历史演变、外界环境压力变化等因素,中国亚洲玉米螟是否会出现寄主专化性和遗传结构的改变还需要进一步深入研究。

Tajima's D 检验是基于种内多态性的一种中性检验方法,可以反映出物种历史种群变化动态 (Tajima, 1989)。本研究总种群的 Tajima's D 值为

-1.73602 , 结果不显著 ($0.10 > P > 0.05$), 表明中国东北地区亚洲玉米螟总体上尚未经历近期种群持续扩张,群体大小保持相对稳定状态,此结果与李菁等研究结果一致 (李菁等, 2010), 但与杨哲等的研究结果相反 (杨哲等, 2015)。太红坤等 (2016) 研究表明,亚洲玉米螟在德宏州的低海拔地全年均有发生,而在高海拔地一年仅 4–8 月有发生,因此不排除不同地点和不同寄主植物上采集的亚洲玉米螟,其种群生活史和历史动态存在差异,此结果还需要进一步研究验证。

亚洲玉米螟广泛分布在中国各玉米等粮食作物种植的主要产区,并且具有严重的危害性,因此了解其种群遗传分化机制、潜在寄主植物扩散风险,对该虫的地理分布、田间预测预报和防治依据具有重要的指导意义。本研究选用来自玉米、谷子和高粱 3 种寄主植物的 23 个亚洲玉米螟种群中,不同寄主种群之间有地理距离较近的种群,也有地理距离较远的种群,但 Mantel 相关性检验结果表明遗传距离与地理距离和寄主植物之间没有显著线性相关性,地理隔离不是亚洲玉米螟种群间遗传变异的主要因素。各寄主种群间的基因交流频繁,尚未形成寄主专化性和种群遗传结构的改变。本文的研究对象仅为亚洲玉米螟 3 种主要的禾本科寄主植物,为了更加全面评估不同寄主植物对亚洲玉米螟种群遗传分化的影响,还应该进一步扩大不同区域和不同寄主植物,特别是禾本科之外的寄主植物的采集范围和样本量,同时采用更多的分子标记进行验证,才能更加全面地了解亚洲玉米螟各分布地区及不同寄主种群间遗传关系和遗传机制,为亚洲玉米螟的综合防治提供理论指导和数据支持。

参考文献 (References)

- Bandelt HJ, Forster P, Rohl A, 1999. Median-joining networks for inferring intraspecific phylogenies. *Mol. Biol. Evol.*, 16(1): 37–48.
- Boivin T, Bouvier JC, Beslay D, Suphanor B, 2004. Variability in diapause propensity within populations of a temperate insect species: interactions between insecticide resistance genes and photoperiodism. *Biol. J. Linn. Soc.*, 83(3): 341–351.
- Bonnet E, Vandepeer Y, 2002. Zt: a software tool for simple and partial Mantel tests. *J. Stat. Softw.*, 7(10): 1–12.
- Excoffier L, Laval G, Schneider S, 2005. Arlequin (version 3.0): an integrated software package for population genetics data analysis. *Evol. Bioinform.*, 1: 47–50.
- Folmer O, Black M, Hoeh W, Lutz R, Vrijenhoek R, 1994. DNA primers for amplification of mitochondrial cytochrome c oxidase

- subunit I from diverse metazoan invertebrates. *Mol. Mar. Biol. Biotech.*, 3(5): 294–299.
- Han YX, 2017. Effect of High Temperature on Development and Fecundity of *Ostrinia furnacalis* (Guenée). MSc Thesis, Shenyang Agricultural University, Shenyang. 1–54. [韩永旭, 2017. 高温对亚洲玉米螟生长发育和繁殖的影响. 沈阳: 沈阳农业大学硕士学位论文. 1–54]
- Harpending HC, Batzer MA, Gurven M, Jorde LB, Rogers AR, Sherry ST, 1998. Genetic traces of ancient demography. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 95(4): 1961–1967.
- Harrison HR, 1989. Animal mtDNA as a genetic marker in population and evolutionary biology. *Trends Ecol. Evol.*, 4(1): 6–11.
- Hudson RR, Slatkin M, Maddison WP, 1992. Estimation of levels of gene flow from DNA sequence data. *Genetics*, 132(2): 583–589.
- Jermiin LS, Crozier RH, 1994. The cytochrome b region in the mitochondrial DNA of the ant *Tetraponera rufoniger*: sequence divergence in Hymenoptera may be associated with nucleotide content. *J. Mol. Evol.*, 38(3): 282–294.
- Li CX, Ma EB, Zheng XY, 2003. Genetic differentiation of different populations of four locust species in China. *Acta Genet. Sin.*, 30(3): 234–244. [李春选, 马恩波, 郑先云, 2003. 中国4种蝗虫不同种群的遗传分化. 遗传学报, 30(3): 234–244]
- Li J, Coates BS, Kim KS, Bourguet D, Ponsard S, He K, Wang Z, He K, 2014. The genetic structure of Asian corn borer, *Ostrinia furnacalis*, populations in China: haplotype variance in northern populations and potential impact on management of resistance to transgenic maize. *J. Hered.*, 105(5): 642–655.
- Li J, Zhang Y, Wang ZY, He KL, Wang Q, 2010. Genetic differentiation and gene flow among different geographic populations of the Asian corn borer, *Ostrinia furnacalis* (Lepidoptera: Crambidae) in China estimated by mitochondrial CO II gene sequences. *Acta Entomol. Sin.*, 53(10): 1135–1143. [李菁, 张颖, 王振营, 何康来, 王强, 2010. 基于线粒体DNA CO II基因的亚洲玉米螟中国不同地理种群遗传分化及基因流研究. 昆虫学报, 53(10): 1135–1143]
- Librado P, Rozas J, 2009. DnaSP v5: a software for comprehensive analysis of DNA polymorphism data. *Bioinformatics*, 25(11): 1451–1452.
- Lohman DJ, Peggie D, Pierce NE, Meier R, 2008. Phylogeography and genetic diversity of a widespread old world butterfly, *Lampides boeticus* (Lepidoptera: Lycaenidae). *BMC Evol. Biol.*, 8(1): 301.
- Malause T, Dalecky A, Ponsard S, Audiot P, Streife R, Chaval Y, Bourguet D, 2007. Genetic structure and gene flow in French populations of two *Ostrinia* taxa: host races or sibling species. *Mol. Ecol.*, 16(20): 4210–4222.
- Mendelson TC, Shaw KL, 2005. Use of AFLP markers in surveys of arthropod diversity. *Method Enzymol.*, 395: 161–177.
- Miya M, Takeshima H, Endo H, Ishiguro NB, Inoue JG, Mukai T, Satoh TP, Yamaguchi M, Kawaguchi A, Mabuchi K, Shirai SM, Nishida M, 2003. Major patterns of higher teleostean phylogenies: a new perspective based on 100 complete mitochondrial DNA sequences. *Mol. Phylogenet. Evol.*, 26(1): 121–138.
- Rousset F, 1997. Genetic differentiation and estimation of gene flow from *F*-statistics under isolation by distance. *Genetics*, 145(4): 1219–1228.
- Simon C, Frati F, Beckenbach AT, Crespi B, Liu H, Flook P, 1994. Evolution, weighting, and phylogenetic utility of mitochondrial gene sequences and a compilation of conserved polymerase chain reaction primers. *Ann. Entomol. Soc. Am.*, 87(6): 651–701.
- Smith MA, Woodley NE, Janzen DH, Hallwachs W, Hebert PDN, 2006. DNA barcodes reveal cryptic host-specificity within the presumed polyphagous members of a genus of parasitoid flies (Diptera: Tachinidae). *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 103(10): 3657–3662.
- Sunnucks P, 2000. Efficient genetic markers for population biology. *Trends Ecol. Evol.*, 15(5): 199–203.
- Tai HK, Bai SX, Gu ZL, Liu Z, Wang GQ, Li A, Zhang F, Wang ZY, 2016. Population dynamics and major damage region of Asian corn borer *Ostrinia furnacalis* in Dehong prefecture of Yunnan province. *Plant Prot.*, 42(2): 171–176. [太红坤, 白树雄, 顾中量, 刘峙, 王根权, 李翱, 张峰, 王振营, 2016. 云南省德宏州亚洲玉米螟发生动态及主要危害区域调查. 植物保护, 42(2): 171–176]
- Tajima F, 1989. Statistical method for testing the neutral mutation hypothesis by DNA polymorphism. *Genetics*, 123: 585–595.
- Tamura K, Peterson D, Peterson N, Stecher G, Nei M, Kumar S, 2011. MEGA 5: molecular evolutionary genetics analysis using maximum likelihood, evolutionary distance, and maximum parsimony methods. *Mol. Biol. Evol.*, 28(10): 2731–2739.
- Thompson JD, Gibson TJ, Plewniak F, Jeanmougin F, Higgins DG, 1997. The CLUSTAL_X windows interface: flexible strategies for multiple sequence alignment aided by quality analysis tools. *Nucleic Acids Res.*, 25(24): 4876–4882.
- Wang H, XU ZX, Han LL, Wang KQ, Zhao KJ, 2014. Analysis of the genetic diversity in geographic populations of *Leguminivora glycinivorella* (Lepidoptera: Olethreutidae) from northeastern China based on mitochondrial DNA COI gene sequences. *Acta Entomol. Sin.*, 57(9): 1051–1060. [王红, 徐志新, 韩岚岚, 王克勤, 赵奎军, 2014. 基于线粒体COI基因序列的大豆食心虫中国东北地理种群遗传多样性分析. 昆虫学报, 57(9): 1051–1060]
- Wang L, Zhang S, Luo JY, Lü LM, Wang CY, Cui JJ, 2015. Host biotypes of cotton aphid *Aphis gossypii* Glover and preliminary analysis of the formation mechanism in Anyang region of China. *Cotton Sci.*, 27(4): 372–378. [王丽, 张帅, 雒珺瑜, 吕丽敏, 王春义, 崔金杰, 2015. 安阳棉蚜寄主专化型及其形成机制初步分析. 棉花学报, 27(4): 372–378]
- Wang ZY, Lu X, He KL, Zhou DR, 2000. Review of history, present situation and prospect of the Asian maize borer research in China. *J. Shenyang Agric. Univ.*, 31(5): 402–412. [王振营, 鲁新, 何康来, 周大荣, 2000. 我国研究亚洲玉米螟历史、现状与展望. 沈阳农业大学学报, 31(5): 402–412]
- Wang ZY, Zhou DR, Song YY, Li BX, Zhang GY, Gao SL, Liu Y, Zheng L, Wang YS, Xie WM, Li WD, Pan YC, 1994. Studies on

- behaviour of dispersal and possibility of migration in adult overwintering generation Asian corn borer by using release and recapture technique. *J. Plant Prot.*, 21(1): 25 – 30. [王振营, 周大荣, 宋彦英, 李璧铤, 张广义, 高书兰, 刘勇, 郑礼, 王蕴生, 谢为民, 李文德, 潘永成, 1994. 亚洲玉米螟越冬代成虫扩散行为与迁飞可能性研究. 植物保护学报, 21(1): 25 – 30]
- Wei SJ, Chen XX, 2011. Progress in research on the comparative mitogenomics of insects. *Chin. J. Appl. Entomol.*, 48(6): 1573 – 1585. [魏书军, 陈学新, 2011. 昆虫比较线粒体基因组学研究进展. 应用昆虫学报, 48(6): 1573 – 1585]
- Wu W, 2013. Effects of Zucchini *Cucurbita zucchini* L. on the Host-Specialization of Cotton-Melon Aphid, *Aphis gossypii* Glover. MSc Thesis, Nanjing Agricultural University, Nanjing. 1 – 61. [吴蔚, 2013. 西葫芦寄主对棉蚜寄主专化性的影响. 南京: 南京农业大学硕士学位论文. 1 – 61]
- Yang Z, Dong H, Hu ZF, Duan LJ, Yu C, Cong B, 2015. Genetic diversity among different host populations of *Ostrinia furnacalis* (Guenée) (Lepidoptera: Crambidae) in northeastern China based on mitochondrial gene sequences. *J. Plant Prot.*, 42(6): 970 – 977. [杨哲, 董辉, 胡志凤, 段立佳, 于超, 丛斌, 2015. 东北地区亚洲玉米螟不同寄主植物种群线粒体基因遗传多样性. 植物保护学报, 42(6): 970 – 977]
- Yuan ZH, 2013. Study on the Host Plant Species and Preference of the Asian Corn Borer, *Ostrinia furnacalis* (Guenée). MSc Thesis, Chinese Academy of Agricultural Sciences, Beijing. 1 – 49. [袁志华, 2013. 亚洲玉米螟寄主种类及其对寄主植物的选择性研究. 北京: 中国农业科学院硕士学位论文. 1 – 49]

(责任编辑: 马丽萍)